AGE ET CROISSANCE DE QUATRE POISSONS PLEURONECTIFORMES (FLET, TURBOT, BARBUE, SOLE) DU GOLFE DU LION. EVOLUTION DE LA STRUCTURE DE LA SAGITTA

par

Régis VIANET, Jean-Pierre QUIGNARD et Jean-Antoine TOMASINI (1)

RÉSUMÉ.- Chez le flet, le turbot, la barbue et la sole du golfe du Lion, il se forme annuellement au niveau de la sagitta un anneau hyalin essentiellement en été et un anneau opaque principalement en hiver. Ces saisons de formation sont inversées par rapport à ce qui est décrit dans le nord de l'Atlantique. L'étude de l'âge et de la croissance montre qu'en Méditerranée, comme dans l'Atlantique, les femelles ont une longévité et une croissance supérieures à celles des mâles et que globalement les performances dans ces domaines sont moindres en Méditerranée qu'en Atlantique.

ABSTRACT.- Age and growth of Plaice, Turbot, Brill and common Sole of the Gulf of Lion were studied. Annual periodicity of growth rings (hyaline and opaque zones) were determined. The theorical growth equations were calculated. Results showed that the hyaline zone usually formed in winter in the Atlantic was deposited in summer in the Mediterranean ; females were longer, heavier and lived longer than males. Specimens of the Mediterranean, apparently are smaller, lighter and have a shorter life than those of the Atlantic.

Mots clés : Pleuronectiformes, *Platichthys flesus*, *Psetta maxima*, *Scophthalmus rhombus*, *Solea vulgaris*, MED, Lion Gulf, Otolith reading, Growth..

Ce travail présente les résultats d'une étude de l'âge et de la croissance chez quatre espèces de Pleuronectiformes du Golfe du Lion : le flet, *Platichthys flesus* ; le turbot, *Psetta maxima* ; la barbue, *Scophthalmus rhombus* et la sole, *Solea vulgaris*.

L'âge a été déterminé par "lecture" des otolithes. Nous avons validé (Beamish et Mc Farlane, 1983) les résultats en suivant dans le temps l'évolution de la structure de la sagitta. En tenant compte de nos données et de celles qui sont fournies par divers auteurs, nous avons essayé d'appréhender le déterminisme de la chronologie d'apparition des anneaux opaques et hyalins de cet otolithe. Connaissant la période de ponte, la date de capture et l'âge, nous avons établi les clés âge-taille et âge-masse, puis comparé les croissances en Méditerranée (Golfe du Lion) à celles qui sont connues pour les côtes atlantiques de l'Europe.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La plupart des échantillons ont été récoltés auprès des pêcheurs professionnels travaillant en mer et dans la lagune de Mauguio (Fig. 1). Les juvéniles 0^+ de turbot et de barbue proviennent de pêches expérimentales à la senne de plage (maille de 14 mm) faites sur le littoral entre le Grau-du-Roi et les Saintes-Maries-de-la-Mer, et ceux du flet et de la sole, de pêches effectuées dans Mauguio. Au total, 1684 flets de 40 à 430 mm de longueur totale plus un spécimen de 500 mm, 565 soles de 45 à 450 mm, 573 barbues de 30 à 500 mm et 329 turbots de 30 à 500 mm ont été examinés. Nous avons mesuré la longueur totale de ces poissons (L en mm), la masse brute (W en g) et prélevé les otolithes sagittae. Ces otolithes, nettoyés à l'eau distillée, ont été observés en lumière réfléchie sous la loupe binoculaire après immersion *in toto*

(1) Laboratoire d'Ichthyologie et de Parasitologie Générale, U.S.T.L., Place E. Bataillon, 34060, Montpellier -Cedex, FRANCE.

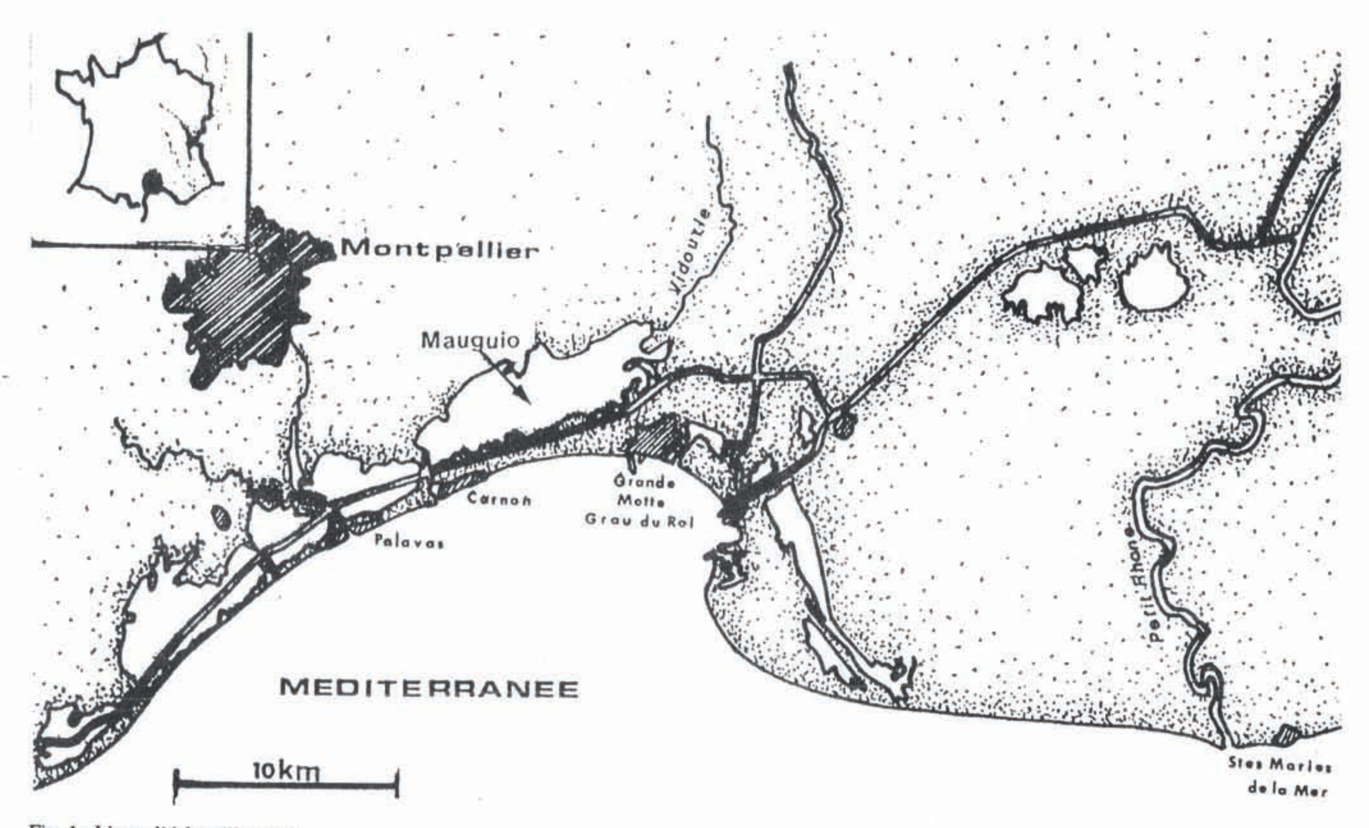


Fig. 1 : Lieux d'échantillonnage.

dans du glycérol. Leur plus grand diamètre (D en mm) a été mesuré et les anneaux opaques et hyalins dénombrés.

Pour décrire les relations taille-masse, nous avons retenu l'équation $W = aL^b$. Les équations de von Bertalanffy ont été utilisées pour les relations taille-âge et masse-âge :

$$Lt = L_\infty [1 - e^{-k(t-t_0)}]$$

$$Wt = W_\infty [1 - e^{-k(t-t_0)}]^b$$

L'ajustement a été réalisé à partir des valeurs individuelles par la méthode des dérivées partielles de Tomlinson (1971).

Lorsque cela était possible, les sexes ont été traités séparément ainsi que les juvéniles 0+ de flet et de sole vivant dans la lagune de Mauguio. Nous donnons également, pour chaque espèce, les paramètres d'équations calculés à partir de l'ensemble des échantillons. Cette dernière démarche a été entreprise à la demande des biologistes des pêches et des dynamiciens qui n'ont pas toujours la possibilité de séparer les sexes au cours de leurs travaux.

RÉSULTATS

Otolithochronologie

Le suivi mensuel de la sagitta des juvéniles 0+ de *Platichthys flesus* vivant dans la lagune de Mauguio nous a permis d'établir la chronologie des modifications de sa structure (Fig. 2). En mai, l'otolithe, d'aspect blanc laiteux, est homogène. Son diamètre est compris entre 1 et 1,5 mm (D = 1,1 ; σ = 0,2 ; n = 15). Les poissons mesurent alors 50 mm en moyenne (n = 60 ; σ = 15) et sont âgés de 3 mois puisque la ponte se fait en février essentiellement (janvier à mars). En juin le diamètre de l'otolithe est compris entre 1,5 et 1,7 mm (D = 1,6 ; σ = 0,3 ; n = 30) ; sa région centrale s'opacifie et un liséré hyalin apparaît chez 50 % des spécimens. Les flets mesurent alors 70 mm en moyenne (σ = 20 ; n = 70). De juillet à août, une large zone

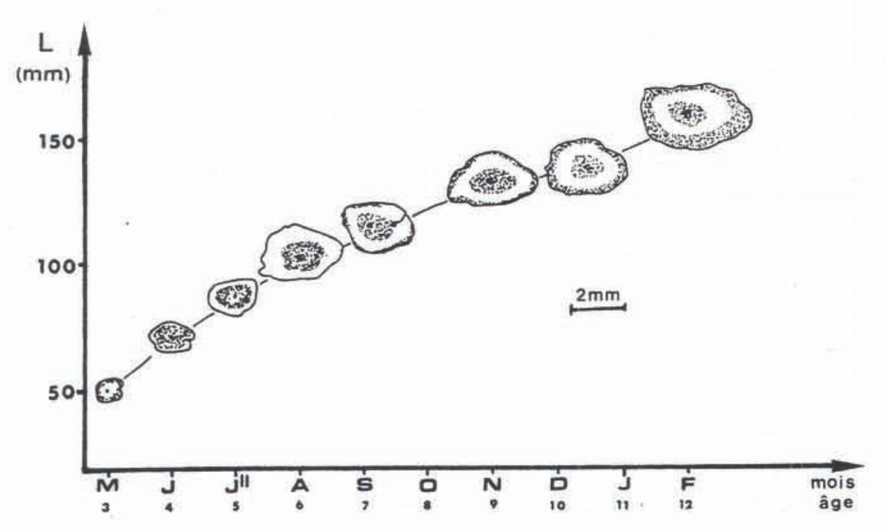


Fig. 2 : Evolution de la structure des otolithes des juvéniles de flet 0 + entre mai et février (âge : en mois depuis la ponte ; L : longueur totale en mm).

hyaline périphérique est visible sur toutes les sagittae observées. L'otolithe mesure 2 à 2,5 mm (D = 2,4 ; σ = 0,2 ; n = 42) en juillet et 2 à 3 mm (D = 2,6 ; σ = 0,4 ; n = 48) en août. La taille des poissons est de 101 mm en moyenne (σ = 25 ; n = 130). A partir de septembre, 40 % des sagittae sont bordés d'un liséré opaque (D = 2,8 mm ; σ = 0,6 ; n = 32 ; L = 114 mm ; σ = 20 ; n = 150). En décembre, toutes ont un anneau opaque périphérique (D = 3,65 mm ; σ = 0,2 ; n = 45 ; L = 135 mm ; σ = 25 ; n = 105). De janvier à février-mars l'anneau opaque s'élargit. A cette date les otolithes présentent du centre vers la périphérie : un nucleus assez opaque, un anneau hyalin et un anneau très opaque. Le diamètre de l'otolithe est de 4 à 4,5 mm (D = 4,2 ; σ = 0,3 ; n = 24) ; les flets mesurent 150 mm en moyenne (σ = 25 ; n =120) et sont âgés d'un an. Dans 35 % des cas, on observe la formation d'un anneau opaque très fin au milieu du premier anneau hyalin. Cet anneau "surnuméraire" se forme entre juin et juillet, c'est-à-dire à l'âge de 4 à 5 mois.

Chez les individus de plus d'un an, la présence d'un anneau hyalin marginal est rare en hiver et au début du printemps (Fig. 3) mais, dès mai-juin, celui-ci est décelable chez environ 90 % des individus. On peut donc considérer qu'il se forme un anneau opaque en hiver et un anneau hyalin durant le printemps et l'été. Pourtant quelques otolithes ont un anneau opaque périphérique dès août.

Quel que soit l'âge de *Psetta maxima* (Fig. 3), un anneau hyalin se forme à partir d'avril chez 50 % des individus et un anneau opaque est visible dès novembre chez 10 % des spécimens.

Chez *Scophthalmus rhombus*, la chronologie d'apparition des deux types d'anneaux est très semblable (Fig. 3) à celle qui a été décrite pour les précédentes espèces. L'anneau hyalin se forme essentiellement à partir d'avril et l'anneau opaque apparaît chez quelques individus dès août, la quasi-totalité des sagittae en étant pourvue en mars.

L'anneau hyalin chez la sole (Fig. 3) se forme de la fin du printemps au début de

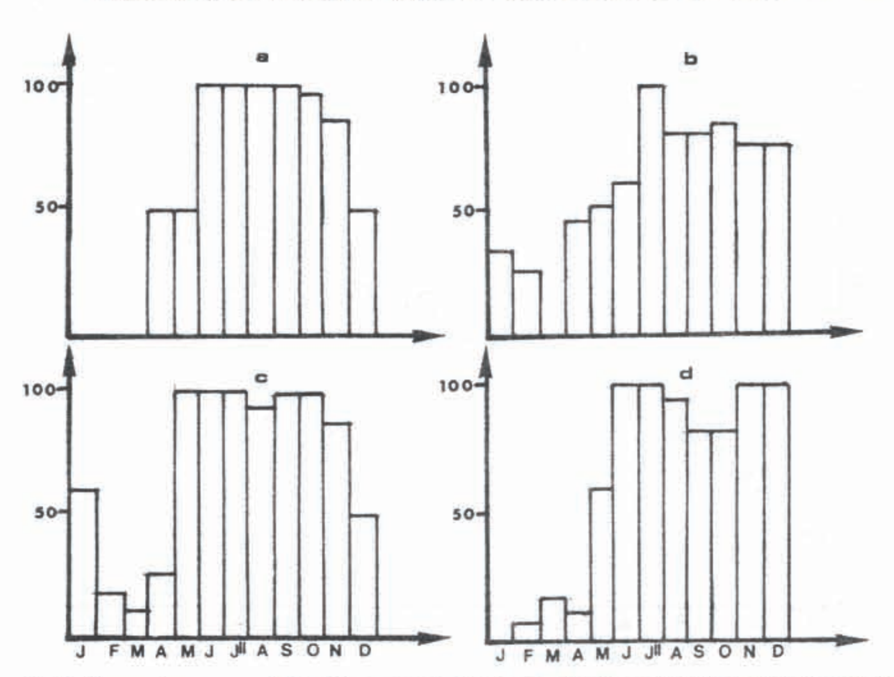


Fig. 3 : Pourcentage mensuel d'otolithes présentant un anneau hyalin marginal (a : turbot ; b : barbue ; c : flet ; d : sole).

l'automne et l'anneau opaque de l'automne au printemps. Comme chez le flet, 40 % des sagittae de la sole présentent un anneau "surnuméraire" opaque au milieu du premier anneau hyalin qui s'est formé en plein été.

Age

Dans le golfe du Lion, la formation de l'anneau opaque coïncide assez bien chez les quatre espèces étudiées avec leur période de reproduction. Donc, le dénombrement de ces anneaux permet d'établir leur âge avec une bonne précision.

En Méditerranée, pour ces espèces, l'espérance de vie des femelles est supérieure à celle des mâles. Les femelles de flet, turbot, barbue et sole atteignent respectivement 7, 10, 8 et 9 ans, alors que les mâles ne dépassent pas 5, 6, 6 et 5 ans.

Croissance linéaire

Les paramètres des équations de von Bertalanffy figurent dans le Tableau I. Etant donné les périodes de ponte, nous avons considéré que, dans le golfe du Lion, les flets et les soles naissent en février (ponte janvier à mars), les barbues en mars (ponte février-avril) et le turbot en avril (ponte février à mai). Dans le golfe du Lion, à partir de 15-20 mois selon l'espèce et même un peu avant pour le turbot, les femelles deviennent plus grandes que les mâles (Fig. 4). Le taux de croissance est fortement ralenti dès l'âge de 2 ans pour les mâles de flet et de sole, 3 ans pour les femelles de flet et de barbue. Dans tous les autres cas (Fig. 4), l'allure des courbes de croissance ne permet pas de cerner l'âge auquel intervient ce ralentissement.

Les tailles maximales atteintes dans le golfe du Lion d'après nos observations faites au port du Grau-du-Roi sont : sole 540 mm, turbot 700 mm, flet 500 mm, barbue 560 mm.

Croissance pondérale

Le Tableau I donne les paramètres des équations taille-masse et âge-masse et le Tableau II les valeurs de la masse des quatre poissons en tenant compte du sexe pour L 200 mm et L 300 mm.

D'après ces données, chez les quatre espèces l'accroissement pondéral des femelles est supérieur à celui des mâles, celles-ci sont nettement plus lourdes à partir de 2 ans. Au niveau interspécifique, les performances du turbot deviennent rapidement supérieures à celles enregistrées chez les autres espèces.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Les otolithes, dépôts organocalciques, sont décelables très tôt dans l'oreille de l'embryon. Ils croissent en même temps que le poisson mais ne sont sous la "contrainte" ni de la surface ni de la masse corporelle (Weatherley et Gill, 1987) comme le sont les écailles et les os. Cette caractéristique fait considérer les otolithes et surtout la sagitta, généralement de grande taille, comme de bons enregistreurs des cycles de croissance.

Chez les individus d'un an et plus, les otolithes présentent généralement une succession d'anneaux opaques et hyalins. Dans les zones tempérées et froides, on constate que les anneaux opaques, souvent larges, se forment pendant la belle saison (été), période de croissance rapide, et que les anneaux hyalins, généralement étroits, correspondent à de mauvaises conditions de vie (hiver) et sont le reflet d'un ralentissement, voire d'un arrêt de la croissance. Ainsi, chez le flet dans la mer Baltique (Lillelund et Seeman, 1961; Draganik et Kuczynski, 1984; Vitinsh, 1986), dans la Manche (Hartley, 1940) et la baie de Douarnenez (Deniel, 1981, 1982) l'anneau hyalin se forme durant l'automne et l'hiver. Il en est de même chez le turbot, la barbue et la sole des côtes de Bretagne (Deniel, 1981, 1982).

D'après nos observations, ce modèle ne s'applique pas à toute l'aire de répartition atlanto-méditerranéenne de la sole, du flet, du turbot et de la barbue. Dans le golfe du Lion, chez

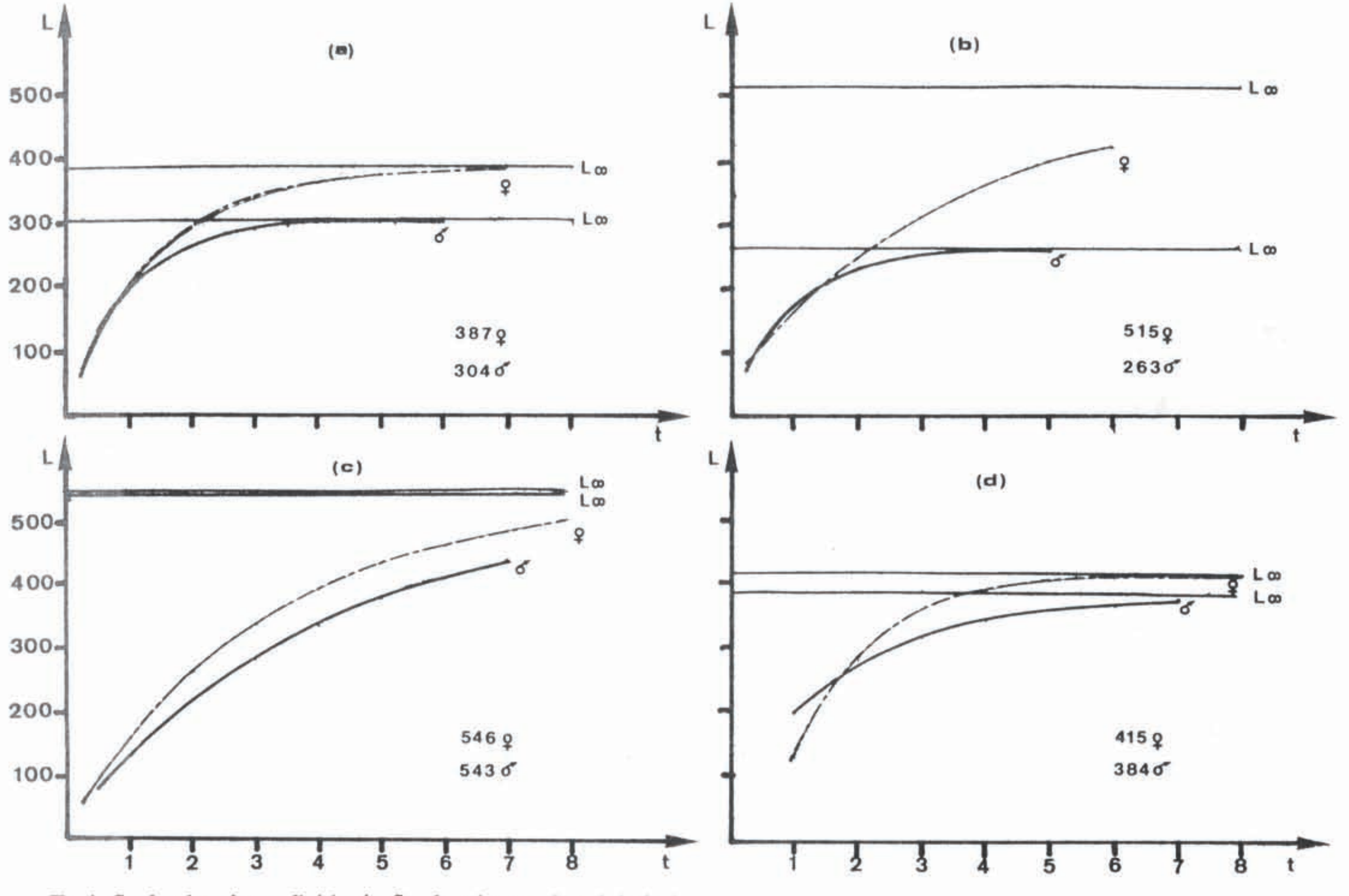


Fig. 4 : Courbes de croissance linéaire. (a : flet ; b : sole ; c : turbot ; d : barbue).

Tableau I : Paramètres des équations de von Bertalanffy et de la relation masse-longueur. F : femelle ; J : individu de moins d'un an (J F : femelle ; J M : mâle) L = longueur en mm ; n : effectif ; r : coefficient de corrélation ; t : temps en année ou douzième d'année.

	$W = a L^b$					$L_t = L_\infty [1 - e^{-k(t-to)}]$ $W_t = W_\infty [1 - e^{-k(t-to)}]^b$					
	n	a	b	r	Validité L en mm	n	L_∞	W_∞	k	to	Validité en mois
P. flesus											
M	879	$6,45.10^{-6}$	3,10	0,99	50 - 350	345	304,52	315,6	0,99	- 0,037	3 - 60
F	705	$4,36.10^{-6}$	3,19	0,99	50 - 430	270	386,85	764,5	0,70	- 0,015	3 - 84
JM	535	$7,50.10^{-6}$	3,06	0,97	50 - 150	684	169,79	50,6	0,18	+ 1,07	3 - 12
JF	589	$9,37.10^{-5}$	3,02	0,95	50 - 150	680	156,67	40,6	0,25	+ 1,45	3 - 12
J + M + F	1584	$6,32.10^{-6}$	3,10	0,98	50 - 430	615	380,76	532,0	0,44	- 0,64	3 - 84
S. rhombus											
M	290	$2,18.10^{-5}$	2,92	0,99	30 - 450	290	384,50	683,4	0,50	- 0,47	10 - 72
F	283	$1,68.10^{-5}$	2,93	0,99	30 - 480	283	415,70	887,2	0,80	+ 0,56	12 - 80
M + F	573	$2,11.10^{-5}$	2,91	0,99	30 - 480	573	397,60	773,8	0,68	+ 0,23	12 - 80
P. maxima											
M	171	$2,64.10^{-5}$	2,92	0,99	30 - 475	171	543,74	2573,9	0,23	- 0,22	3 - 79
F	158	$2,47.10^{-5}$	2,93	0,99	30 - 500	158	546,40	2591,7	0,31	- 0,12	3 - 88
M + F	329	$2,51.10^{-5}$	2,92	0,99	30 - 500	329	483,20	1727,3	0,34	- 0,07	3 - 88
S. vulgaris											
M	274	$1,09.10^{-5}$	2,94	0,99	50 - 300	274	263,8	143,2	1,03	- 0,07	3 - 33
F	287	$8,63.10^{-6}$	2,99	0,98	50 - 450	287	515,60	1107,6	0,27	- 0,41	3 - 57
J M + J F	270	$2,40.10^{-6}$	3,24	0,99	50 - 220	270	204,97	74,2	0,27	+ 1,60	3 - 10
J + M + F	561	$6,22.10^{-6}$	3,04	0,99	50 - 450	561	488,30	924,7	0,24	- 0,77	3 - 57

ces quatre espèces, et pour la sole de l'Adriatique (Froglia et Giannetti, 1984, 1985), la période de formation des anneaux hyalins est essentiellement estivale et celle des anneaux opaques hivernale, donc inverse de ce qui a été décrit à de plus hautes latitudes. De plus, en Méditerranée les deux types d'anneaux sont sensiblement de même largeur, celle-ci diminuant évidemment avec l'âge. Parfois même, l'anneau opaque est plus étroit que l'anneau hyalin correspondant, alors que dans l'Atlantique c'est l'inverse (Fig. 5).

Les saisons de formation des anneaux en Méditerranée, ainsi que le développement relativement grand des anneaux hyalins, sont des phénomènes très comparables à ceux qui ont été observés sous les tropiques (Loubens, 1978; Samuel *et al.*, 1987). L'égale importance souvent constatée en Méditerranée des deux types d'anneaux pose un problème au niveau de la corrélation entre croissance de l'otolithe et croissance du poisson mais elle confirme, en partie, la qualité de l'otolithe en tant qu'enregistreur "indépendant" d'évènements temporels (Weatherley et Gill, 1987).

La composition chimique des anneaux opaques et hyalins est connue depuis Hickling (1931) et Dannevig (1956). Ces auteurs et par la suite de nombreux chercheurs ont montré que le matériel organique, l'otoline, est relativement plus abondant dans les parties opaques que dans les hyalines, mais les avis divergent sur d'éventuelles variations cycliques du taux de synthèse protéique dans l'otolithe (Mugiya, 1961, 1965; Mugiya *et al.*, 1981; Campana, 1983). Malgré quelques différences d'appréciation (Goreki, 1984; Irie, 1957, 1960), il est pourtant certain que la taille et la disposition des cristaux d'aragonite diffèrent d'un type d'anneau à l'autre. Puisque la calcification est d'après Irie (1957 et 1960), Simkiss (1974) et Campana (1983 et 1984a et b) directement liée au métabolisme, on peut en déduire qu'entre la Méditerranée et l'Atlantique les mêmes espèces ont un métabolisme calcique différent au cours d'une même saison. Autrement dit, en reprenant les approches de Irie (1960) et de Campana (1984b), les basses températures de l'Atlantique comme les fortes températures de la Méditerranée induiraient le même type de cristallisation avec formation d'un anneau hyalin, du moins si l'on admet une relation causale entre la température et le type d'anneau, ce qui n'est pas prouvé (Simkiss, 1975; Longhurst et Pauly, 1987). En effet, pour "expliquer" un type d'anneau,

Tableau II : Comparaison des masses des individus de l'Atlantique (d'après Deniel, 1981) et de la Méditerranée pour des longueurs totales de 200 mm et de 300 mm (F : femelle ; M : mâle).

		L = 200 mm		L = 300 mm	
		Atlantique	Méditerranée	Atlantique	Méditerranée
Flet	M	78	87	282	306
	F	95	94	348	343
Turbot	M	134	138	484	451
	F	138	136	506	447
Barbue	M	104	114	369	363
	F	105	95	361	304
Sole	M	66	63	239	209
	F	66	65	243	219

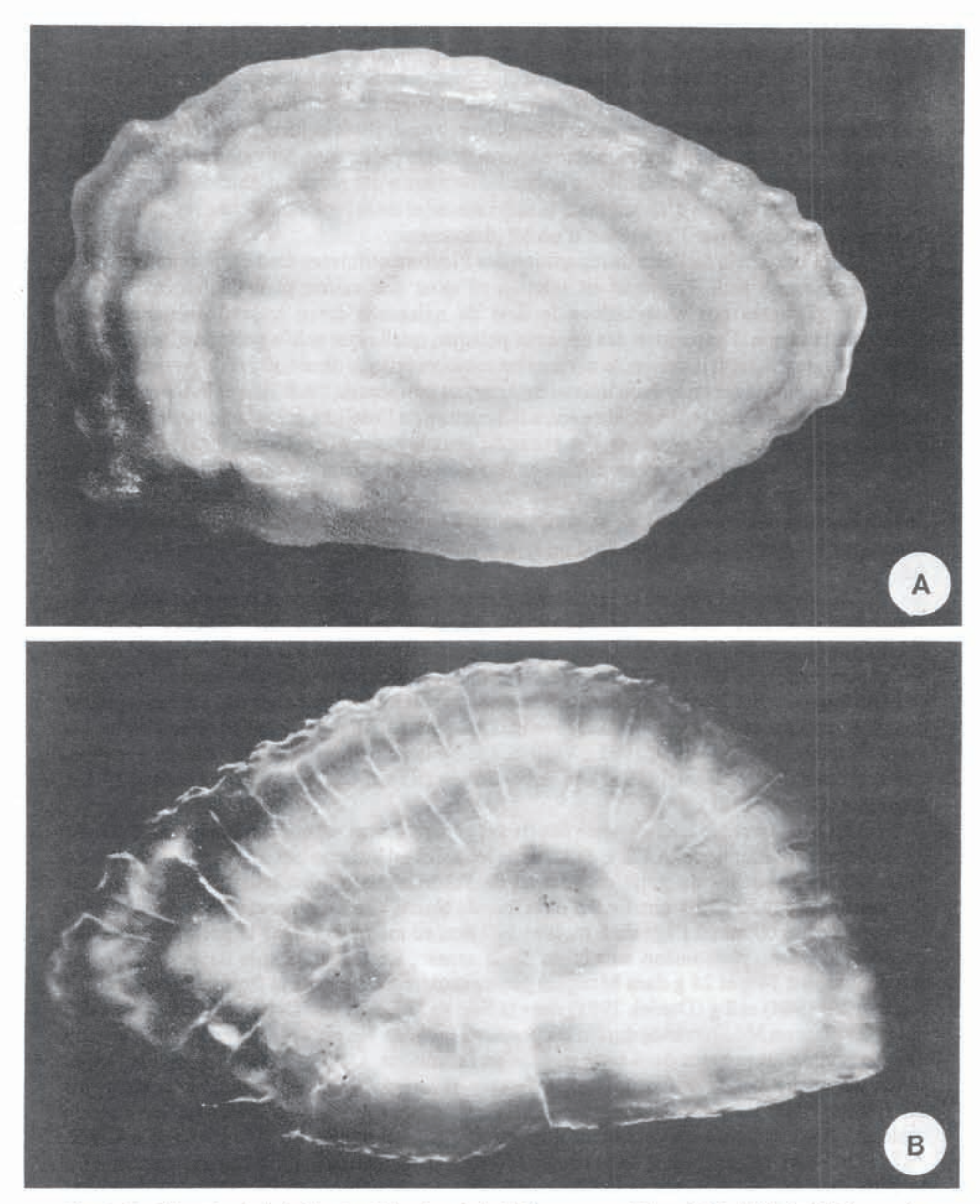


Fig. 5 : Otolithes (sagitta) de flet. A : Atlantique, baie de Douarnenez (photo C. Deniel) ; B : Méditerranée, golfe du Lion.

on évoque parfois d'autres facteurs comme la marée, les lunaisons (Campana, 1984a), des évènements biophysiologiques divers, par exemple la ponte (Miller, 1961, 1984 ; Kühlmorgen-Hille, 1976). Enfin, si l'on se réfère aux études microstructurales récentes (Mugiya *et al.*, 1985 ; Morales-Nin, 1987, 1988) les anneaux opaques faiblement minéralisés seraient l'indice d'un taux de croissance élevé et les anneaux hyalins hyperminéralisés celui d'une croissance lente. D'après ces résultats, il faudrait admettre une mauvaise croissance estivale en Méditerranée chez les quatre poissons étudiés. Notre approche ne nous a pas permis d'élucider ce problème chez les individus de plus d'un an, mais le suivi mensuel de la croissance chez les jeunes flets 0+ (Fig. 2) n'indique pas l'existence d'un tel phénomène.

Sur l'ensemble de l'aire de répartition des Pleuronectiformes étudiés, l'apparition d'un type d'anneau ne peut être mise en relation ni avec une saison ni actuellement avec la croissance. D'après nos observations la date de naissance serait le seul évènement qui détermine la saison d'apparition des anneaux puisque, quelle que soit la période d'éclosion, le secteur géographique et la saison, le nucleus est toujours opaque donc suivi d'un anneau hyalin. On peut ainsi envisager un rythme interne débutant au moment de l'éclosion et indépendant des facteurs externes. Cette indépendance entre la structure de l'otolithe et les conditions du milieu n'existe pas chez tous les poissons. Par exemple, chez le hareng (Einarsson, 1951; Postuma et Zijlstra, 1958) l'aspect du nucleus diffère en fonction de la saison d'éclosion. Enfin, l'origine biogéographique de ces quatre espèces peut être envisagée pour expliquer le décalage temporel de la formation des anneaux. Ces animaux peuvent trouver, selon leur lieu de vie actuel, des conditions favorables à la formation d'un type d'anneau (Irie, 1960) aussi bien en hiver qu'en été.

Au niveau de l'âge, de la croissance, des tailles et des masses maximales, il existe un dimorphisme sexuel assez net en faveur des femelles, aussi bien en Méditerranée qu'en Atlantique (Rae et Dolvin, 1972 ; Deniel, 1981) ce qui est conforme à la stratégie reproductrice de ces poissons récemment analysée par Roff (1981 et 1982). Mais la longévité de ces poissons en Méditerranée (flet 7, sole 9, turbot 10, barbue 8 ans) est inférieure à celle qui a été enregistrée dans l'Atlantique et ses mers annexes. Par exemple dans l'Atlantique le flet atteint au moins 9 ans (Hartley, 1947 ; Deniel, 1981 ; Vitinsh, 1986), la sole plus de 20 ans (Bauchot et Pras, 1980), 37 ans d'après Deniel (1981), le turbot 36 ans (Rae et Dolvin, 1972), la barbue 13 ans au moins (Deniel, 1981).

En Méditerranée la croissance des 0+ est généralement supérieure à celle qui a été enregistrée dans l'Atlantique. A l'âge de 12 mois les soles atlantiques ont une longueur totale de 80 à 120 mm et celles du golfe du Lion et de l'Adriatique (Ghirardelli, 1959 ; Froglia et Giannotti, 1985) 150 à 170 mm. Le flet de la mer du Nord (Van der Veer et Groenewold, 1987) mesure environ 60 mm à l'âge de 6 mois et 100 mm au même âge dans le golfe du Lion. On retrouve le même phénomène au niveau de la masse. Le flet et la sole de 6 mois pèsent respectivement 14 g et 24 g dans Mauguio contre seulement 3 g dans la Baltique (Draganik et Kuczynski, 1984) et 8 g (Deniel, 1981) dans la baie de Douarnenez. Cette forte croissance des poissons plats en Méditerranée durant les premiers mois de vie est à mettre en relation avec la date de ponte plus précoce dans cette mer qu'en Atlantique. De plus, pour la sole et le flet, le séjour lagunaire des 0^+ est peut-être un facteur favorisant la croissance. Par la suite, les différences entre les secteurs géographiques s'amenuisent et même s'inversent, les taux de croissance des quatre espèces restant importants plus longtemps en Atlantique (De Clerk, 1974 ; De Veen, 1976 ; Deniel, 1981) qu'en Méditerranée. Les tailles maximales atteintes dans le golfe du Lion par le turbot et la sole sont inférieures à celles recensées dans l'Atlantique. D'après nos observations faites au port du Grau-du-Roi (Méditerranée), la sole ne dépasse pas 540 mm, le turbot 700 mm, alors que sur les côtes atlantiques européennes ces poissons peuvent atteindre (Quero *et al*, 1986 ; Nielsen, 1986) 700 mm, et 1000 mm. Le flet a une taille maximale (Deniel, 1982, Nielsen, 1986) de 500 mm aussi bien en Atlantique qu'en Méditerranée. Enfin, d'après Muus et Dahlström (1964) la barbue atteindrait 750 mm en Méditerranée contre seulement 600 mm dans l'Atlantique. Pourtant ni Bini (1968) ni Tortonese (1975) n'indiquent

une aussi grande taille en Méditerranée et le plus grand spécimen que nous ayons pêché dans le golfe du Lion mesure 560 mm. Notons également que, quelle que soit l'espèce, les individus atlantiques de plus de 200 mm à taille égale sont généralement plus lourds (Tableau II) que les méditerranéens.

La chute rapide du taux de croissance, les moindres performances finales au point de vue longévité, taille et masse des individus du golfe du Lion, par rapport à ceux de l'Atlantique, faits signalés pour d'autres poissons, sont peut-être à mettre en relation avec leur première maturité sexuelle précoce, les facteurs alimentaires et génétiques n'étant évidemment pas à éliminer.

RÉFÉRENCES

BAUCHOT M.L. & A. PRAS, 1980. - Guide des poissons marins. Delachaux et Niestlé Lausanne-Paris: 127 pp.

BEAMISH R.J. & G.A. Mc FARLANE, 1983. - The forgotten requirement for age validation in fisheries biology. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 112: 735-743.

BINI G., 1968. - Atlante dei pesci delle coste italiane. Mondo Sommerso, 8 : 164 pp.

CAMPANA S.E., 1983. - Calcium deposition and otolith check formation during periods of stress in Coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 75A(2) : 215-220.

CAMPANA S.E., 1984a. - Lunar cycles of otolith growth in the juvenile starry flounder *Platichthys stellatus*. *Mar. Biol.*, 80 : 239-246.

CAMPANA S.E., 1984b. - Interactive effects of age and environmental modifiers on the production of daily growth increments in otoliths of Plainfin Midshipman, *Porichthys notatus*. *Fish. Bull.*, 82(1) : 165-177.

DANNEVIG E.H., 1956. - Chemical composition of the zones in cod otoliths. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 21 : 156-159.

DE CLERK R., 1974.- Growth of juvenile soles of the Belgium coast. *Ann. biol. Copenhagen*, 29 : 165 pp.

DENIEL C., 1981. - Les Poissons plats (Téléostéens, Pleuronectiformes) en Baie de Douarnenez. Reproduction, croissance, et migration des Bothidae, Scophthalmidae, Pleuronectidae et Soleidae. Thèse Doct. Etat., Univ. Bretagne occidentale, Brest : 426 pp.

DENIEL C., 1982. - Les poissons plats en Baie de Douarnenez. Reproduction, croissance et migration. *La pêche maritime*, n° 1248 : 155-160.

DE VEEN J.F., 1976. - On changes in some biological parameters in the North Sea Sole (*Solea solea*). *J. Cons. int. Explor. Mer*, 37(1) : 60-90.

DRAGANIK B. & J. KUCZYNSKI, 1984, . - Growth of flounder and its otoliths in the first year of life. *ICES*, C.M. 1983/J, 28 : 10 pp.

EINARSSON H., 1951. - Racial analyses of icelandic herrings by means of the otoliths. *Rapp. Proc. Verb. Cons. perm. inter. expl. Mer*, 128(1) : 55-74.

FROGLIA C. & G.F. GIANNETI, 1984. - Growth of Common sole *Solea vulgaris* Quensel in the Adriatic sea (Osteichthyes, Soleidae). *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, 29(2) : 91-93.

FROGLIA C. & G.F. GIANNETTI, 1985. - Remarks on rings formation in otoliths of *Solea vulgaris* and other flatfishes from the Adriatic sea. *FAO Fish Rep.*, 345 : 121-122.

GHIRARDELLI E., 1959. - Contribution to the study of the biology of soles (*Solea solea*) in the middle Adriatic. *Proc. Tech. Rap. Fish. Counc. Medit.*, 5 : 481-487.

GORECHI S., 1984. - Utilisation des otolithes pour la détermination des variations de température dans le cycle de vie des Téléostéens. Thèse 3ème cycle Université P. et M. Curie, Paris : 134 pp.

HARTLEY P.H.T., 1940. - The saltash tucknet fishery and the ecology of some estuarine fishes. *J. mar. biol. Assoc.*, 24 : 1-68.

HICKLING C.F., 1931. - The structure of the otolith in the hake. *Q. J. microsc. Sci.*, 74(2) : 547-561.

IRIE T., 1957. - On the forming season of annual rings (opaque and translucent zones) in the otoliths of several marine Teleosts. *J. Fac. Fish. Anim. Husb. Hiroshima Univ.*, 1(3) : 311-320.

IRIE T., 1960. - The growth of the fish otolith. *J. Fac. Fish. Anim. Husb. Hiroshima Univ.*, 3 : 203-229.

KUHLMORGEN-HILLE G., 1976. - Preliminary study of the life history of the flatfish *Psettodes erumei*, in Fisheries Resources management (K. Tiews, ed.) G.F.I.D. Berlin : 261-268.

LILLELUND K. & W. SEEMANN W., 1961. - La lagune de Schlendort. I-IV. Recherches limnologiques et biologie de la pêche dans les eaux côtières de la Baltique allemande. *Z. Fisch. Hilfswissensch. Dtsch.*, 9(7) : 603-658.

LOUBENS G., 1978. - Biologie de quelques espèces de Poissons du lagon néocalédonien. *Cah. ORSTOM sér. Océanogr.*, 26(3-4) : 263-283.

LONGHURST A.R. & D. PAULY, 1987. Ecology of tropical oceans. *Acad.* Press : 407 pp.

MILLER P.J., 1961. - Age, growth and reproduction of the Rock goby (*Gobius paganellus*) in the Isle of Man. *J. Mar biol. Ass. U.K.*, 41 : 737-769.

MILLER P.J., 1984. - The tokology of gobiid fishes and fish reproduction strategies and tactics (G.W. Potts & R.J. Wootton, eds.). London Acad. Press : 119-153.

MORALES-NIN B., 1987. - Ultrastructure of the organic and inorganic constituents of the otoliths of the sea bass. *In* : Age and growth of Fish, eds sci.. Iowa State Univ. Press : 331-343.

MORALES-NIN B., 1988. - Age determination in a tropical fish. *Lethrinus nebulosus* (Forkal, 1775)(Teleostei : Letrinidae) by means of otolith interpretation. *Inv. Pesq.*, 52(2) : 237-244.

MUGIYA Y., 1961. - Calcification in fish and shell-fish III. *Bull. Jap. Soc Sci. Fish.*, 30 : 955-967.

MUGIYA Y., 1965. - Calcification in fish and shell-fish IV. *Bull. Jap. Soc Sci. Fish.*, 31 : 896-901.

MUGIYA Y., HIRABAYASHI S. & T. OHSAWA, 1985. - Microradiography of otoliths and vertebral centra in the flatfish *Limanda hersensteini* : hyper mineralisation in the hyaline zone. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 51(2) : 219-225.

MUGIYA Y., WATABE N., YAMADA J., DEAN J.M., DUNKELBERGER D.G. & M. SHIMUZU, 1981. - Diurnal rythm in otolith formation in the goldfish, *Carassius auratus*. *Biochem. Physiol.*, 68A : 659-662.

MUUS B.J. & P. DALHSTROM, 1964. - Guide des Poissons de mer et pêche. Delachaux et Niestlé : 244 pp.

NIELSEN J.C., 1986. - Scophthalmidae, Pleuronectidae. *In* : CLOFNAM (Whitehead P.J.P., L. Bauchot M., Hureau J.C., Nielsen J. & E. Tortonese, eds), UNESCO, Paris, 195 : 1287-1293 et 197 : 1299 - 1307.

POSTUMA K.H. et J.J. ZIJLSTRA, 1958. - On the distinction between herring races in the autumn and winter-spawning herring. *Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Intern. Expl. Mer.*, 143(2) : 130-133.

QUERO J.C., DESOUTTER M. & F. LAGARDERE, 1986. - Soleidae. *In* : CLOFNAM (Whitehead P.J.P., Bauchot M.L., Hureau J.C., Nielsen J. & E. Tortonese, eds), UNESCO, Paris, 198 : 1308-1324.

RAE B.B. & S.D.E. DELVIN, 1972. - The turbot its fishery and biology in Scottish area. *Dept. Agric. Fish. Scotland Mar. Res.*, 1 : 27 pp.

ROFF D.A., 1981. - Reproductive uncertainty and the evolution of iteroparity. Why don't flatfish put all their eggs in one basket ? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38(8) : 968-977.

ROFF D.A., 1982. - Reproductive strategies in flatfish : a first synthesis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39(12) : 1686-1698.

SAMUEL M., MATHEWS C.P. & A.S. BAWAZEER, 1987. Age and validation of age from otoliths for warm water fishes from the Arabian golf. *In* : Age and growth of fish. (R.C. Summerfelt, ed.) Iowa State Univ. Press : 253-265.

SIMKISS K., 1974. - Calcium metabolism of fish in relation to ageing. *In* : Ageing of fish. (T.B. Bagenal, ed.) Unwin Brothers Ltd : 1-12.

TOMLINSON P.K., 1971. - Growth in length program, BGC-3 in computer program for fish stock assessment ; *FAO Fish. Tech. Pap.*, 101 : 2.1-2.4.

TORTONESE E., 1975. - Osteichthyes Parte seconda. Calderini Bologna : 636 pp.

VEER H.W. Van der & A. GROENEWOLD, 1987. The ecology of O-group flounder (*Platichthys flesus*) in the western Wadden Sea. *Intr. Counc. exp. sea Biol. Ocean. comm.*, 41 : 9 pp.

VITINSH M.Y., 1986. - Otolith marking for the investigation of the growth variability in the eastern Baltic flounder. *Fisherei-Forschung*, 24(2) : 69-72.

WEATHERLEY A.H. & H.S. GILL, 1987. - The biology of fish growth. Academic Press : 443 pp.

WILLIAMS T. & B.C. BEDFORD, 1973. - The use of otoliths for age determination. *In* : Ageing of fish. (T.B. Bagenal, ed.), Unwin Brothers Ltd: 114-123.

Reçu le 09-12-1988.
Accepté pour publication le 11-05-1989.